

土井田幸郎*: タデ属植物の属内分化に関する考察 (1)**

Yukio DOIDA*: Consideration on the intrageneric
differentiation in *Polygonum* (1)**

高等植物においては、生殖器官としての花器部の形態は系統分類学的考察の上で重要な鍵となる形質としてとりあげられてきた。このような花器の形態に基く分類体系の確立は周知の如く Linnaeus によってなされたものである。

分類学的な考察に生殖器官の構造が重要視されるのは、この器官の形態が他の栄養器官のそれに比べて、生育している環境のちがひによるいろいろの要因の影響を受けることが少なく比較的安定しているからである。しかしながら、このような花器の外部形態に基く分類は科や属の段階までには適用出来るとしても、節や種の区分にまでは適用することは出来ないことがある。したがってこの様な段階での区分においては、別の形質が取りあげられることとなり、それぞれの植物群によって全く任意な形質がとりあげられてきている。Stebbins (1948), Maheshwari (1950, 1956) 一派や Reeder (1957) らは花器の構造が安定していること及び保守性の強い器官 (conservative organ) である点から、花器についての研究は植物の系統関係を理解するのに有力な試料を提供するであろうという点を強調し、花器の内部構造、特に花粉、胚囊あるいは胚の形態および発生過程について調べた。しかし彼等の研究も科および属の段階での問題の解決にとどまり、このような研究を通じて属内分化や、分化の方向や、種相互の関係などを明らかにできなかった。

筆者はこれまでソバを含む広義のタデ属植物を材料として花粉形成の過程 (土井田 1957, Doida 1958 ab, 1960 a), 花粉粒の形態 (Doida 1959), 細胞学的な面 (Doida 1960 b, 1961), およびその他の形質について研究をおこなってきた。このような研究を通じて本属内にいくつかの群があることがわかった。本報では、これまでに報告された結果にさらに同属の他種およびタデ科の別属、さらにタデ科に近縁の植物群を用いて同様の調査をおこない、得られた結果について簡単に報告する。そしてそれらの調査を通してえられた発生学的な形質にもとづいて、これまで殆んど試みられてなかった植物の属内分化さらに分化の方向について推論する。

タデ科植物における分類学的研究は 1753 年 Linnaeus によって始められ、その後細胞、形態、生理学およびその他の分野においていくつかの報告がなされたが、これら

* 国立遺伝学研究所。National Institute of Genetics, Misima, Sizuoka-ken.

Present address: 放射線医学総合研究所, National Institute of Radiological Sciences, 250, Kurosuna-cho, Chiba-shi.

**Contribution from National Institute of Genetics, No. 405.

の研究の歴史的考察は別の機会に譲る。

なお、初期の分類学的研究については中井(1908, 1926)の論文を参照されたい。

本論を草するに当り、本研究に入る端緒を与えられ、終始懇篤なる指導を賜った名古屋大学(現横浜市立大学)教授島村環博士、および本研究の遂行にあたり指導、助言を賜った名古屋大学理学部の加藤幸雄、原田市太郎両博士に対し謹んで感謝の意を表す。また本研究の遂行にあたり、いろいろ便宜を与えられた国立遺伝学研究所の竹中要博士に心からのお礼を申上げる。また論文の出版にあたり草稿を閲読され、種々有益な批判を戴いた東京大学教授原寛博士に感謝する。

材料および方法

本研究の対称となったのはタデ科タデ属の植物であるが、同科の別属、およびアカザ科の植物も用いられた。これらの植物はいずれも本邦各地に自生または栽培されていたものである。

花粉形成過程を研究するために、種々の発育段階の花序を採集し、Famer 液, Carnoy 液, Navashin 液, その他の固定液で固定した。固定後、通常の方法でパラフィン包埋し、10~15 μ の切片とした。染色は Heidenhein のヘマトキシリン染色法が主として用いられたが、組織化学的な研究を行う目的で Feulgen 反応、ピロニン-メチルグリーン混液による染色法、蛋白質や多糖類のための染色法も併用された。

花粉粒数の測定のためには、開花直前の花蕾から葯をとりだし、解剖顕微鏡下で葯を2分し(各片は2花粉囊からなる)、アセトカーミンを1滴垂らし、おしつぶして観察した。

Tab. 1. The developmental process of anther.

	Developmental process of peripheral		
Differentiation of anther primordia	No morphological differences and no organized arrangement among cells consisting anther.	Three cell layers(epidermis, endothecium and transitional layer) are formed.	Differentiation of tapetum. Periphery consists of 4 cell layers.
	Differentiation of archesporial cell	Successive mitosis determining species specificity occurs in archesporial cell. Pollen mother cells are formed.	
	Developmental process of sporogenous		

染色体の観察のためには既報の2つの方法を用いた (Doida 1960 b)。1法では根端を0.002~0.003 モルの8-ハイドロキシキノリンで20°C, 4時間前処理したあと、永酢酸で固定した。以下両方とも材料を1規定塩酸を用いて60°Cで5~7分加水分解し、Schiff液で染色した。根端をスライドガラスにのせ、アセトカーミン液を1滴たらしたのち、おしつぶして観察した。

観 察

I. 花器の構造と葯の発達

タデ属植物の花序は一般には多数の花房からなり(ミチヤナギは例外)、各花房は数個の花から構成されている。おのおの花は求心的に発達する。タデ科植物はすべて花弁をもたないので雌蕊は萼片について分化してくる。通常1花あたり6~9個の雌蕊が形成される。

雌蕊は最初小さな突起として生じてくるが次第に生長して葯と花糸となる。葯はその後さらに生長して造胞細胞と葯壁とに分化するが、その発達の様子の大略は表1に示されている。タペート細胞は正常では1回だけ核分裂をおこなうが細胞質分裂を伴わないので2核細胞が形成されることになる。高倍数性のタペート細胞や多核性の細胞の形成はみとめられなかった。造胞細胞と葯壁の発達の時期の間には密接な関係がみられる。

葯壁の発達および構造について種のあいだで差は認められなかった。タペート細胞の発達や役割については既報(土井田 1961)に詳述した。

II. 花粉形成過程

(1) 花粉形成の型: タデ属植物の葯はいずれも4個の花粉嚢を持っている。葯の発達の極めて初期に、将来花粉嚢が形成される部分に胞原細胞が1細胞ずつ分化する。これ

zone				
Mitosis of tapetal cells. They become binuclear cells.	Degeneration of transitional layer. Tapetal cells hypertrophied.		Breakdown of tapetal cells.	Disappear of tapetal cells. Two cell layers (epidermis and endothecium) are remaining.
Pollen mother cells in pre-meiotic resting stage.	Meiosis	Tetrad stage to microspores	Development of exine. Pollen mitosis	Matured pollen grains
cells				

らの胞原細胞はその後、種によって特有の発生過程をへて一定数の花粉母細胞および花粉粒を形成するが、この花粉粒数の種特異性は胞原細胞が分化してから花粉母細胞となるまでに胞原細胞が何回細胞分裂をおこなうかによってきまるのである。

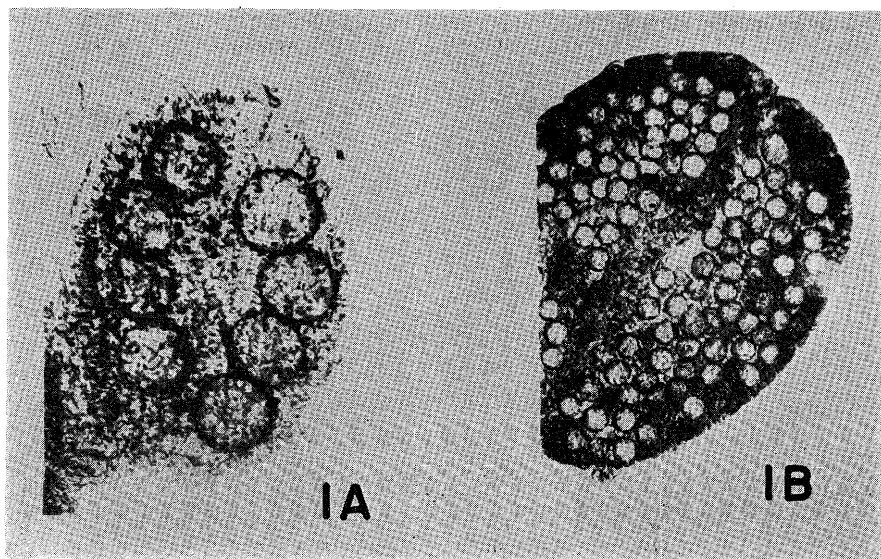


Fig. 1. Photographs showing a part of matured anthers.
A: *P. persicaria*, 4 pollen grains are formed in each pollen sac.
B: *P. tenuicaule*, 64 pollen grains are formed.

この様な種特異性をもつ胞原細胞の分裂回数をもとにして本邦産タデ属植物は7つの群に分けることができた。結果は表2に示してある。以下各群について花粉形成の過程を簡単に説明する。

(a) 第1群。ハルタデ (*P. persicaria*) を含む4種でみられた。このグループにおいては、胞原細胞は分化したあと肥大生長だけをおこない葯の発達の全期間を通じて体細胞分裂をおこなわない。そのため1個の胞原細胞はそのまま花粉母細胞としての機能をもつようになる。花粉母細胞は減数分裂をおこないその結果4個の花粉粒を形成する。図1Aは1花粉嚢あたり4個の花粉粒を含むハルタデの葯を示している。

(b) 第2群。イヌタデ (*P. blumei*) を含む多くの種がこのグループに所属する。1個の胞原細胞は1回だけ体細胞分裂をおこない2個の花粉母細胞となる。個々の花粉母細胞は減数分裂をおこない8個の花粉粒が形成される。

(c) 第3群。ミヅソバ (*P. thunbergii*) などでは胞原細胞は2回体細胞分裂をおこなう。その結果4個の花粉母細胞が形成せられるが、各細胞はそれぞれ減数分裂をおこな

Tab. 2. Classification owing to the number of the pollen mother cells and of the pollen grains of *Polygonum* plants.

Pollen grain. A shows the "pore type", B "furrow type".

A*: Pollen grain having the characters of both types.

+ Chromosome numbers in the parentheses were reported by the other authors.

Nr. of PMG	Nr. of mature pollen grains	Latin name	Japanese name	Type of pollen #	Chromosome number +
1	4	<i>Polygonum persicaria</i> <i>P. nipponense</i> <i>P. debile</i> <i>P. nepalense</i>	ハ ル タ テ ヤ ノ ネ グ サ ミ ヤ マ タ ニ ソ バ タ ニ ソ バ	A A A A*	40 (44) 20 16 48
2	8	<i>P. hydropiper</i> var. <i>vulgare</i> <i>P. "</i> var. <i>fastigiatum</i> <i>P. yokusaianum</i> <i>P. blumei</i> <i>P. tinctorium</i> <i>P. viscoferum</i> <i>P. flaccidum</i> <i>P. nodosum</i> <i>P. lapathifolium</i> <i>P. hastato-sagittatum</i> <i>P. sagittatum</i> var. <i>sieboldi</i> <i>P. "</i> var. <i>aestivum</i> <i>P. filiforme</i>	ムラサキタテ・マタテ アザブタテ ハナタテ イヌタテ アオイ ネバリタテ ボントク オオイヌタテ サナエタテ ナガバノウナギツカミ アキノウナギツカミ ウナギツカミ ミズヒキ	A A A A A A A A A A A A A	20 40 40 40 (22) (44) 22 (22, 44) (22) 40 (34) (44, 48)
4	16	<i>P. thunbergii</i> <i>P. "</i> var. <i>stoloniferum</i>	ミゾソバ オオミゾソバ	A A	40 (34)
8	32	<i>P. japonicum</i> <i>P. conspicuum</i> <i>P. perfoliatum</i> <i>P. senticosum</i> <i>P. orientale</i> <i>P. aviculare</i> <i>P. convolvulus</i> (?) <i>Fagopyrum esculentum</i> <i>F. tataricum</i> <i>F. cymosum</i>	シロバナサクラタデ サクラタデ イシミカワ ママコノシリヌグイ オオケタテ ミチヤナギ ソバカズラ (?) ソバ ダツタンソバ シヤクチリソバ	A A A A A B B B B B	40 (44) 24 24 22 (22) 60 (40, 60) (20) 16 (16) 16 (16) 16 (16)
16	64	<i>Polygonum tenuicaule</i> <i>P. bistorta</i>	ハルトラノオ イブキトラノオ	B B	24 24, 48 (44, 46)
32	128	<i>P. multiflorum</i> <i>P. weyrichii</i> <i>P. "</i> var. <i>alpinum</i>	ツルドクダミ ウラジロタテ オンタテ	B B B	22 (22) 20 (20) 20
64	256	<i>P. cuspidatum</i> <i>P. "</i> var. <i>compactum</i> <i>P. "</i> var. <i>hachidyoense</i> <i>P. sachalinense</i>	イタドリ メイゲツソウ ハチジョウイタドリ オオイタドリ	B B B B	♀: 44 (44, 88)

うので16個の花粉粒が形成される。

(d) 第4群。此のグループにはオオケタデ (*P. orientale*) などが属する。胞原細胞は3回の体細胞分裂をおこなう。その結果8個の花粉母細胞が形成される。各母細胞は減数分裂をおこなうので32個の花粉粒が形成される。(b)~(d)においては花粉母細胞は葯の長軸の方向に一直線になって並んでいる。

此の群には異型蕊現象のみられるソバなどが属するが詳細は後述する。

(e) 第5群。ハルトラノオ (*P. tenuicaule*) などでは胞原細胞は4回分裂し16個の花粉母細胞を形成し、各母細胞が減数分裂をして64個の花粉粒を形成する(図1B)。

(f) 第6群。ツルドクダミ (*P. multiflorum*) などではさらに1回分裂し32個の花粉母細胞が形成されその結果128個の花粉粒が形成された。

(g) 第7群。イタドリ (*P. cuspidatum*) などでは胞原細胞は6回体細胞分裂し64個の花粉母細胞を形成する。減数分裂の結果256個の花粉粒が生じる。

上記の細胞数はいずれも1花粉囊中に形成される花粉母細胞又は花粉粒の数を示している。

形態的な特長や染色体数などについては、時に地理的な差や倍数性の関係などのあることが同一種内で認められており、これを地方種あるいは生態型などと呼んでいるが、タニソバやミヤマタニソバを用いて調べた限りでは花粉形成に関してこのような差異はみられなかった。

(2) 異型蕊現象と花粉形成：ソバ、サクラタデおよびシロバナサクラタデにおいては異型蕊現象がみられる。ソバでは2型花の間に造胞体支配の自家不和合性がみられ、周知のごとく両型花の間においては花粉の大きさ、花柱と雄蕊の長さなどで差が観察される。

筆者は短花柱花 (short-styled flower) と長花柱花 (long-styled flower) において形成される花粉粒数を調べたところ両者のあいだに差があり、前者では32個の大型の花粉粒が形成され(花粉形成の第4群に属する)、後者では平均44、中位数48の小型の花粉粒が形成されることを見出した。長花柱花でみられた花粉形成は第4群から逸脱したものと考えられる。異型蕊現象のみられた他の2種でも同様の差が認められた。なお此の2種はいずれも宿根性でありかなり高頻度の異常花粉を含んでいた。

(3) 花粉粒数の種特異性に対する影響：植物が自然状態のもとで育てられた時、それぞれの種は種によって遺伝的に定った数の花粉を形成する。このように遺伝的に定った細胞数がさまざまな環境のもとでどの程度変化するかを調べるため、植物体をいくつかの物理的、化学的に変えられた環境の下で育てた。物理的な条件としては光、温度、化学的な影響としては(1)倍数体誘起物質と(2)植物成長促進物質の作用によって惹き起こされる影響が調べられた。これらの研究によって得られた結果については別の機会に報告する予定であるが、一般的に言えることは、日長処理や高温処理によっては

到花所要日数や減数分裂の異常はみられるにしても、花粉数は本質的には変えられないということであった。30°C 恒常の調節温室で植物を生育させたときには減数分裂の異常がおこり、高い頻度で不稔花粉を生じた。しかし花粉嚢あたり形成される花粉母細胞の数は変化しなかった。

植物成長ホルモンであるジベレリンを授与した時には、極めて限られた範囲（実験区は 0.001~100. p.p.m. で 0.001 p.p.m.）で細胞数の増加がみられた。

III. 花粉の形態

花粉粒について調べたところ、その外部形態によってタデ属を 2 群に大別することができた (Doida 1959 b)。

一つは多発芽孔型または多孔型 (pore type) とでも称されるもので、他は 3 発芽溝型あるいは 3 溝型 (furrow type) とよばれるべきものである。多孔型の花粉はほぼ球型で、外皮には大型の網目構造をもち、花粉の表面に多数の発芽孔を有するものである。筆者はこの型の花粉を便宜的に“A”で示す。一方 3 溝型の花粉はやや楕円球型であり、花粉表面に長軸にそって 3 つの発芽溝を有するものである。外皮には顕著な網目構造の発達はみられない。此の型の花粉を“B”で示した。両型の花粉を数種の植物について図 2 に示した。

花粉の形態と花粉形成の形との関係を比較したところ、多孔型の花粉は花粉形成の第 1 群より第 4 群の一部でみられ、3 溝型の花粉は第 4 群から第 7 群においてみられた (表 2)。すなわち多孔型は比較的少数の花粉を形成する種でみられ、沢山の花粉を生ずる種では 3 溝型の花粉が形成された。

表 2 においてミヤマタニソバ (*P. debile*) の花粉は A* で示されているが、これはこの種の花粉が多孔型 (球型、網目模様) と 3 溝型 (発芽溝の数) の両方の形質をもっているためである (図 2 D)。この種が 1 花粉嚢中に形成する花粉数は 4 であり第 1 群に属することなどから花粉の形態は B より A 型から誘導されたものと思われる。ミズヒキの花粉粒も正常な多孔型花粉とやや趣きを異にしている (図 2 C a, b) が、これも多孔型からの一変形と考えたい。

IV. 細胞学的研究

タデ科植物の染色体は概して小型であり、種の特長を示す様な特別な染色体もみられなかったので、詳細な核型分析は試みず体細胞染色体数について調査した。一部はすでに報告した。

調査の結果は表 2 の第 6 列に示されている。カッコ内は筆者以外の研究者によって報告された結果である。

これまでタデ属植物の基本染色体数としてソバ亜属では $x=8$ 、ソバを除くタデ属植物では $x=10, 11$ および 17 が知られている。調査した種の大部分は $x=10, 11$ であったが、あらたに $x=12$ を有する数種と $x=8$ を有する 1 種をみいだした。それぞれ

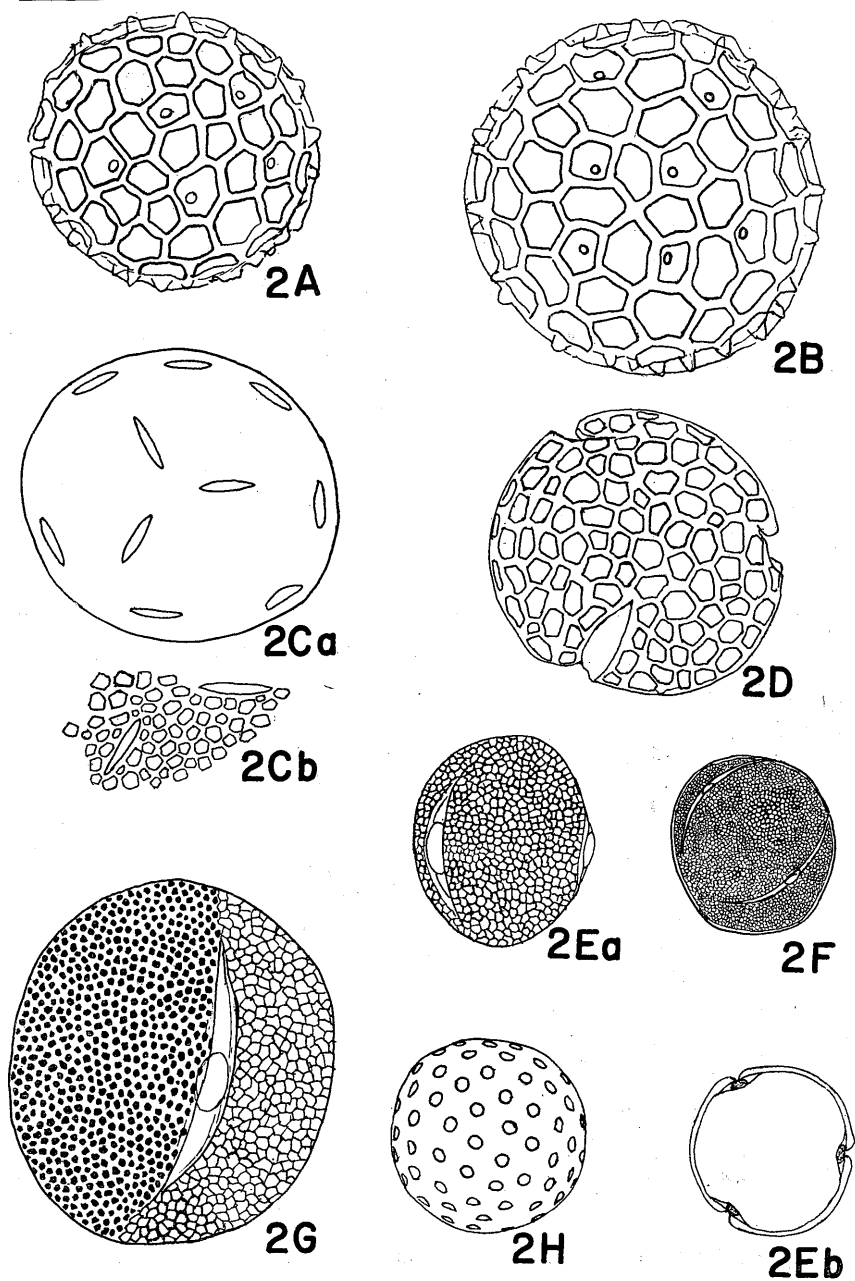


Fig. 2. The pollen grains. 2A: *Polygonum nodosum*. 2B: *P. yokusaianum*. 2Ca: *P. filiforme*, 2Cb: The exine sculpture of the pollen. 2D: *P. nepalense*. 2Ea: *P. aviculare*. 2Eb: Cross section of the pollen grain. 2F: *Rumex hastatus*. 2G: *P. bistorta*. 2H: *Chenopodium album* var. *centrorubrum*. \times ca 230.

の基本染色体数を有する種を1種ずつ選び図3に示した。ミヤマタニソバは $x=8$ を有する種であるが、この種の染色体は本属の他種のそれと比べて極めて大きく特長的である (図3F)。 $x=17$ と報告された2種を調べたところ、筆者の得た材料ではいずれも染色体数は $2n=40$ であった。したがって両種とも基本染色体数 (x) は10であると考えられた。

V. タデ属以外の研究

(a) タデ科の別属

本邦産タデ科植物でタデ属以外の属としてはギシギシ (*Rumex*) 属が最も多く、他にマルバギシギシ (*Oxyria*) 属などもある。両属数種の植物について花粉形成および花粉粒の形態を調べたところ、いずれも極めて多数の花粉を形成し、その数は第7群でみられたものを遙かに凌駕するものであった。1花粉のうあたり、ゆうに1,000を越す値の花粉粒を生ずるものと思われる。それらの種の花粉の形態はいずれも3溝型であった (図2F)。

Muehlenbeckia 属のカンキチク* (*M. platyclados*) を温室内で育ててみたが、花粉

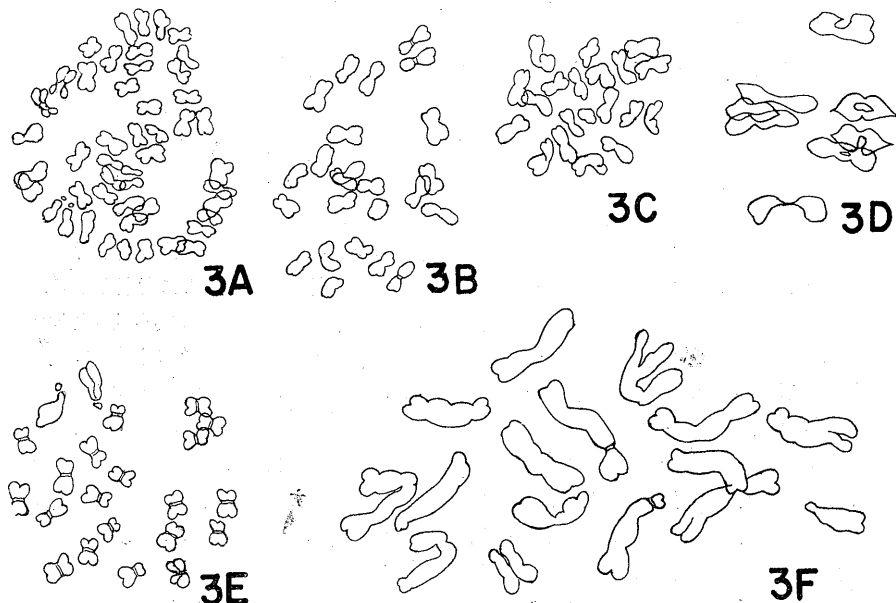


Fig. 3. Chromosome of some *Polygonum* species. 3A: *P. bistorta* ($2n=48$). 3B: *P. bistorta* ($2n=24$). 3C: *P. weyrichii* ($2n=20$). 3D: *Fagopyrum cymosum* ($2n=8$ in meiosis). 3E: *P. orientale* ($2n=22$). 3F: *P. debile* ($2n=16$). \times ca. 2200.

* 試料は東大附属小石川植物園、および名古屋東山植物園より各1株ずつ戴いた。

母細胞またはそれ以前の時期に造胞細胞の退化が起ったので花粉数および花粉の形態を調べることができなかった。しかしパラフィン切片法で若い花蕾を観察したところ、かなりの数の造胞細胞がみられた。本種が雌雄異株であるという記載は未だみないが、もし花粉が完成するとすればかなり多数の花粉を形成する能力があるのではないかと推量している。染色体数は $2n=20$ であった。

(b) アカザ科 (Chenopodiaceae)

系統進化の上でタデ科とアカザ科は近いと考えられている。それゆえ、アカザ (*Chenopodium album* L. var. *centrorubrum* Makino) およびアリタソウ (*C. ambrosioides* L. の両種を用いて花粉粒数および花粉の形態を調べたところ、両種とも極めて多数の花粉粒を形成することが知られた。花粉の形態は多孔型(タデ属の)に近いと思われるが、外皮の模様はタデ属の多孔型の場合に比して、きわめて単調で滑らかであった(図2H)。

〇ツギネとオハギの語源 (前川文夫) Fumio MAEKAWA: Ethnobotanical consideration on the Japanese name of *Helwingia* and *Kalimeris*.

ツギネは私にいわせるとハナイカダの古語で、万葉集にも山城国の枕詞としてつぎねふ山背とでてくる。この若葉は山菜としてすぐれている。オハギはヨメナの古語で、これ亦山菜として美味であり、上の種類よりもよく知られている。

さてこの両者の古名の語源についてははっきりしない。ことにツギネは万葉学者が多くはヒトリシズカ説をとって何等疑を持たないのは物と名とがばらばらに考察されているからである。私はいずれもが曾って山菜として重要視された時に生活の必要が生みだした名であろうと考えたい。まずツギネは恐らく葉上に花がつく特殊形が目じるしで、「突き出」であろうが、これはごく若い即ち食用に可能な時にすでに突起としてみえるから識別に充分役立つ特徴であり、名である。ツギネはその音便である。同時に上の枕詞はツギネ生、即ちツギネの生育地、ひいて採集好適地を指示しているのである。ハナイカダは丘陵や浅山の北側に多くここは日本では南を表とするから山の背後である。これは地名の山城を想起させる枕詞として十分の資格がある。当時一般にこの植物に対する需要と認識とは現在よりもはるかに高かったことがよくわかる。

オハギは「麻剥ぎ」であって、春、新芽をつむ時に枯れた前年の茎が立っているのが、霜で皮がささくれていて丁度麻(オ)の皮をはぐのに似ているからで、これも山菜採集の適切な標識を盛り込んだ名である。